

长白山5种槭属植物光合及反射光谱特性*

姜超 黄珍 方晓雨 程艳霞**

(北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室 北京 100083)

摘要 对长白山5种槭属植物的光响应参数、光谱反射率、光谱反射指数及色素含量进行对比研究,分析植物生理生态的异同点,探索光合与反射光谱特性之间的联系。结果表明:白牛槭 (*Acer mandshuricum*) 最大光合速率 ($A_{\max}$) 和光饱和点 (LSP) 都显著高于其他4种槭属植物 ($P < 0.05$), 其对林下光环境的适应性最强; 550 nm左右的光谱反射峰可以作为区分不同树种的依据; 白牛槭叶绿素归一化指数 (ChlNDI) 和光化学反射指数 (PRI) 均显著高于其他4种槭属植物 ($P < 0.05$); 5种槭属植物的ChlNDI均与其叶绿素含量呈正相关, 且与 $A_{\max}$ 有一定联系。图5 表1 参30

关键词 光响应; 光合特性; 反射光谱; 色素含量; 槭属植物; 白牛槭; 长白山

CLC Q949.755.305 (23)

Characteristics of Photosynthesis and Spectral Reflectance in Five *Acer* Species in the Changbai Mountain*

JIANG Chao, HUANG Zhen, FANG Xiaoyu & CHENG Yanxia**

(Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract This research compared the light response parameters, spectral reflectance, spectral reflectance indices and pigment content of five *Acer* species in the Changbai Mountain to analyze the differences and similarities of physiological and ecological characteristics among species, and to explore the relationship between photosynthetic and spectral reflectance characteristics. The results showed that *A. mandshuricum* was the most adaptable species to the understory light environment with maximum photosynthetic rate ($A_{\max}$) and light saturation point (LSP) significantly higher than the other four *Acer* species ($P < 0.05$). There was a spectral reflectance peak around 550 nm, which can be used to detect different species. Both chlorophyll normalized difference index (ChlNDI) and photochemical reflectance index (PRI) of *A. mandshuricum* were significantly higher than the other four *Acer* species ($P < 0.05$). The ChlNDI of five *Acer* species are positively correlated with chlorophyll content, and also related to the $A_{\max}$. Fig 5, Tab 1, Ref 30

Keywords light response; photosynthesis; spectral reflectance; pigment content; *Acer* species; *Acer mandshuricum*; Changbai Mountain

CLC Q949.755.305 (23)

光照是绿色植物生长所必须的环境条件。太阳辐射到达叶片后,一部分被吸收,一部分被反射,还有一部分被透射。被叶片所吸收的特定波段辐射,为植物提供热量,在参与光化学反应以及光形态建成等方面起着重要作用。0.4-0.7 μm 波长的太阳辐射参与植物的光合作用,这一波长范围的光谱成分称为光合有效辐射 (Photosynthetic active radiation, PAR),其波长范围的辐射量约占总辐射的50%。目前对植物光合特性的研究在自然条件与控制条件下进行,控制条件主要包括光照、温度、土壤水分以及矿质元素等^[1-4],从植物叶片光响应、CO₂响应、叶绿素荧光相关参数入手,研究种内差异^[5]、种间差异^[6]、日变化^[7]、季节变化^[8]以及胁迫反应^[9]等。叶片的光谱反射率、光谱反射率曲线及光谱反射指数,与植物生理特性联系紧密。已有研究表明,反射光谱特征与叶片的色素、

水分含量紧密相关^[10],可以用来估测叶片色素含量和水分含量、评价叶片光合能力、监测植物生长状况等^[11-13]。

槭属 (*Acer*) 植物分布于北温带和热带高山上,主要产地为中国和日本。我国槭属植物的研究主要集中在形态特征、遗传多样性、同工酶、特殊化学成分及其繁殖特性等方面^[14-16],对其生理生态特性的研究很少。我们选取长白山常见的5种槭属植物——色木槭 (*A. mono*, SM)、青楷槭 (*A. tegmentosum*, QK)、白牛槭 (*A. mandshuricum*, BN)、假色槭 (*A. pseudo-sieboldianum*, JS)、簇毛槭 (*A. barbinerve*, CM),研究这5种槭属植物叶片的光合及反射光谱特性,分析比较其间生理生态特性的异同点,并探索光合及反射光谱特性的联系。5种槭属植物在红松针阔混交林中处于弱光的下木层或演替层,研究其对光环境的响应,对揭示不同演替阶段的红松针阔混交林群落结构及森林动态过程具有重要意义。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于吉林省长白山林区,中心坐标为N42°20.211'、

收稿日期 Received: 2012-10-31 接受日期 Accepted: 2013-03-13

*“十二五”国家科技支撑课题 (2012BAC01B03) 资助 Supported by the Key Sci-tech Project of the “12th 5-year-plan” of China (No. 2012BAC01B03)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: chyx@bjfu.edu.cn)

E128°05.705', 平均海拔为784 m. 研究样地位于长白山北坡, 属温带大陆性山地气候, 年平均气温为3.3 ℃, 8月份平均温度20.5 ℃, 年平均降水量在600-900 mm之间. 样地乔木树种以红松 (*Pinus koraiensis*)、蒙古栎 (*Quercus mongolica*)、水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)、紫椴 (*Tilia amurensis*)、色木槭 (*Acer mono*)、青杨 (*Populus cathayana*)、春榆 (*Ulmus japonica*)、糠椴 (*Tilia mandshurica*)、假色槭 (*Acer pseudo-sieboldianum*) 等为主^[17].

1.2 研究方法

目前对于长白山红松针叶混交林的相关研究表明, 几种槭属植物均属耐阴树种, 在2-3 m尺度上均聚集分布^[18], 因而本研究的实验样株均在林下选取.

在样地中选取林下生长健康的色木槭、青楷槭、白牛槭、假色槭、簇毛槭, 所选样株胸径(1.5 ± 0.3) cm, 株高(1.8 ± 0.2) m, 每个树种3个样株共15株, 做好标记, 于8月分别采集各样株测定叶片光合、反射光谱、色素含量等数据.

1.2.1 光合数据采集与处理 于天气晴朗的上午8:30-11:00进行光响应曲线的测定. 在每个样株的中上部选取3片健康成熟的叶片, 用美国Li-Cor公司生产的Li-6400便携式光合作用测定系统进行原位测量, 测量过程中应尽量避免对样株造成损伤. 设定流速为500 mL min⁻¹, 温度为20 ℃, CO₂浓度为380 μmol mol⁻¹, 测量前对每个树种进行预实验, 得到其大致的饱和光强, 以确定诱导光强和设定光强 (PPFD) 梯度. 白牛槭和簇毛槭的光强梯度设定为1 500、1 200、1 000、800、400、200、120、100、80、60、40、0 μmol m⁻² s⁻¹; 色木槭、青楷槭及假色槭的光强梯度设定为600、400、200、150、120、100、80、60、40、0 μmol m⁻² s⁻¹.

非直角双曲线模型被广泛用于植物光合作用光响应特征的模拟^[19], 参数具有明确的生理意义, 对光响应曲线的描述较为准确, 因而本研究选取了非直角双曲线模型进行拟合. 模型形式如下:

$$A = \frac{\varphi Q + A_{\max} - \sqrt{(\varphi Q + A_{\max})^2 - 4k\varphi Q A_{\max}}}{2k} - R_{\text{day}} \quad (1)$$

其中, A 为净光合速率, φ 为表观量子效率, $A_{\max}$ 为最大净光合速率, Q 为光合有效辐射, k 为光响应曲线曲角, R_{day} 为暗呼吸速率. 结合此模型, 利用SPSS软件的非线性回归模块, 进行光响应曲线的拟合^[20]. 当PPFD在120 μmol m⁻² s⁻¹以下时, 对光强与光合速率进行直线回归, 得出光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP) 和表观量子效率 (φ) 等参数.

1.2.2 反射光谱数据采集与处理 反射光谱数据的采集分为两部分: 一部分用于表征该树种的反射光谱特性, 在每个样株中选取健康成熟的叶片20片, 进行活体测量; 另一部分用于与色素含量进行相关分析, 在每个样株中选取幼叶、功能叶及老叶共20片, 即每个树种60片, 采下叶片后从1-60依次进行编号, 随后测量, 并用冰盒保存. 用英国PPS公司的Unispec-SC 光谱分析仪进行测量 (测定范围为310-1 130 nm), 设定卤光灯的光强为100%, 整合时间为4 ms, 重复扫描次数为3次, 每片叶片取3个点重复测量, 每更换一个样株进行一次参比扫描.

利用Multispec5.1软件对光谱仪测得的数据进行处理,

取3次重复的平均值, 得出光谱反射率 R_i 及光谱反射指数. 叶绿素归一化指数ChlNDI = $(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705})$ ^[21]; 光化学反射指数PRI = $(R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$ ^[22].

1.2.3 色素含量测定 将用冰盒保存的叶片剪碎, 放入80%的丙酮溶液中浸泡, 用722N分光光度计测量浸泡液663 nm、646 nm、470 nm的吸光度值, 然后根据Lichtenthaler等对Arnon法修正后的公式^[23]计算叶绿素、类胡萝卜素的含量:

$$\begin{aligned} C_a &= 12.21A_{663} - 2.81A_{646} \\ C_b &= 20.13A_{646} - 5.03A_{663} \\ C_{x-c} &= \frac{1000A_{470} - 3.27C_a - 104C_b}{229} \end{aligned} \quad (2)$$

其中, A_i 为相应波长下的吸光度值, C_a 为叶绿素a的含量, C_b 为叶绿素b的含量, C_{x-c} 为类胡萝卜素的含量.

1.2.4 数据分析方法 对5种槭属植物的光响应参数、光谱反射指数进行单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和顿肯氏多重比较 (Duncan's multiple range test), 对叶绿素含量和ChlNDI进行相关分析 (Pearson correlations). 所有统计分析通过SPSS 16.0实现, 图表用Sigmaplot11.0制作.

2 结果与分析

2.1 光响应参数的种间比较

图1为5种槭属植物拟合后的光响应曲线. 5种槭属植物的净光合速率 (P_n) 在低光强下迅速直线上升, 随后趋于平缓, 但是在光响应参数上存在一些差异 (表1). 最大净光合速率 ($A_{\max}$) 的大小顺序为: BN > CM > JS > QK > SM, 除JS和QK差异不显著 ($P > 0.05$) 外, 其余均差异显著 ($P < 0.05$). 暗呼吸速率 (R_{day}) 与表观量子效率 (φ) 均无显著差异 ($P > 0.05$). JS的光补偿点 (LCP) 最高, BN与JS、QK、SM均无显著差异 ($P > 0.05$), 但显著高于CM ($P < 0.05$). BN的光饱和点 (LSP) 显著高于其余4种 ($P < 0.05$), 约为SM (最低) 的2.8倍.

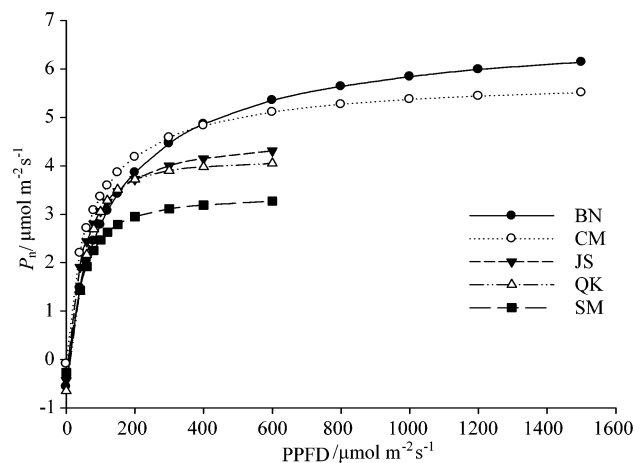


图1 5种槭属植物的光响应曲线

Fig. 1 Light response curve of the five *Acer* species
BN: 白牛槭; CM: 簇毛槭; JS: 假色槭; QK: 青楷槭; SM: 色木槭. 下同
BN: *A. mandshuricum*; CM: *A. barbinerve*; JS: *A. pseudo-sieboldianum*; QK: *A. tegmentosum*; SM: *A. mono*. The same below

2.2 反射光谱特性的种间比较

2.2.1 5种槭属植物的光谱反射率曲线 图2为5种槭属植物在光合有效辐射 (PAR, 400-700 nm) 范围内的光谱反射率曲

表1 5种槭属植物的光响应参数 ($\bar{x} \pm s$)
Table 1 Light response parameters ($\bar{x} \pm s$) of the five *Acer* species

树种 Species	光响应参数 Light response parameter				
	$A_{\max}/\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$R_{\text{day}}/\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\phi/\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\text{LCP}/\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\text{LSP}/\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
白牛槭 <i>A. mandshuricum</i>	$8.41 \pm 0.64\text{a}$	$0.22 \pm 0.11\text{a}$	$0.030 \pm 0.002\text{a}$	$6.87 \pm 2.77\text{ab}$	$322.49 \pm 24.41\text{a}$
簇毛槭 <i>A. barbinerve</i>	$5.94 \pm 0.19\text{b}$	$0.04 \pm 0.01\text{a}$	$0.039 \pm 0.001\text{a}$	$0.96 \pm 0.31\text{c}$	$155.12 \pm 12.33\text{bc}$
假色槭 <i>A. pseudo-sieboldianum</i>	$4.81 \pm 0.26\text{c}$	$0.27 \pm 0.22\text{a}$	$0.035 \pm 0.010\text{a}$	$14.61 \pm 4.63\text{a}$	$176.46 \pm 27.78\text{b}$
青楷槭 <i>A. tegmentosum</i>	$4.73 \pm 0.78\text{c}$	$0.17 \pm 0.07\text{a}$	$0.040 \pm 0.006\text{a}$	$4.17 \pm 1.07\text{bc}$	$122.55 \pm 20.21\text{cd}$
色木槭 <i>A. mono</i>	$3.71 \pm 0.08\text{d}$	$0.12 \pm 0.01\text{a}$	$0.033 \pm 0.001\text{a}$	$3.49 \pm 0.32\text{bc}$	$115.96 \pm 4.28\text{d}$

小写字母表示不同槭属植物差异显著 ($P < 0.05$) The lower-case letters mean significant difference among different *Acer* species at 0.05 level

线. 在500 nm与670 nm左右的位置有两个低反射区, 这是蓝、红光波段的光辐射被叶绿素吸收进行光合作用形成的. 在550 nm处有一个反射峰, 此处5种槭属植物光谱反射率的差异较其他波段明显, 大小关系为 $R_{\text{JS}} > R_{\text{SM}} > (R_{\text{CM}}, R_{\text{QK}}) > R_{\text{BN}}$.

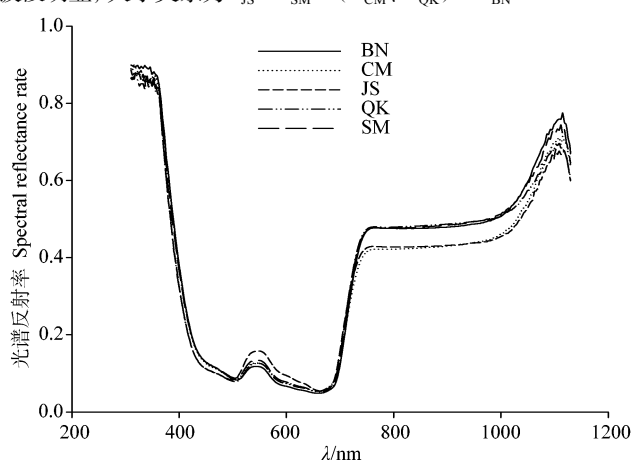


图2 5种槭属植物的光谱反射曲线

Fig. 2 Spectral reflectance curve of the five *Acer* species

2.2.2 5种槭属植物的光谱反射指数 5种槭属植物的叶绿素归一化指数 (ChINDI)、光化学反射指数 (PRI) 在某种程度上呈现一致性. BN的两种反射指数均显著高于其他树种 ($P < 0.05$), JS的两种反射指数均显著低于其他树种 ($P < 0.05$). QK和SM的ChINDI无显著差异, 但显著高于CM ($P < 0.05$). CM、QK、SM的PRI差异显著 ($P < 0.05$), 大小关系为 $\text{SM} > \text{CM} > \text{QK}$ (图3).

2.2.3 光谱反射指数与叶绿素含量的关系 5种槭属植物的

叶绿素含量 ($C_a + C_b$) 与叶绿素归一化指数 (ChINDI) 呈正相关关系, 因而可以用ChINDI来评价和估测叶绿素含量 (图4). 由图可知, 簇毛槭和色木槭的两项光谱反射指数拟合效果均相对较好 ($r^2 > 0.8$), 而假色槭的拟合效果相对较差.

2.3 光合特性与光谱特性的联系

为方便分析, 将5种槭属植物的最大光合作用速率 ($A_{\max}$) 缩小10倍, 并与叶绿素归一化指数 (ChINDI) 和光化学反射指数 (PRI) 综合比对分析 (图5). BN、CM、JS的3项参数值呈现一致性, 均为 $\text{BN} > \text{CM} > \text{JS}$. 在QK和SM中出现了差异, QK的 $A_{\max}$ 与JS无显著差异 ($P > 0.05$), 且SM的 $A_{\max}$ 小于QK, 而QK和SM的ChINDI和PRI均高于JS.

3 讨论与结论

林下光强较冠层弱, 且十分复杂, 林下树种形成了一些适应性策略: 叶片薄, 比叶重小, 基于质量的叶绿素含量高, 有较低的光合速率和暗呼吸速率^[24]. 张弥等于2006年对长白山红松阔混交林主要冠层树种的光响应曲线进行了拟合^[25], 所得最大光合作用速率 ($A_{\max}$) 均大于 $10.00 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 而处于林下的槭属植物的 $A_{\max}$ 均低于 $10.00 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, R_{day} 均低于 $0.30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 是适应林下光环境的体现. 表观量子效率 (ϕ) 能反映植物光合作用对光的利用效率, 5种槭属植物的 ϕ 均无显著差异. 原因可能有两个: 研究对象为同属植物, 生理生态机制上有一定相似性; 实验样本数有限, 未能较为精确地区分开来, 有待进一步补充分析.

5种槭属植物的光谱反射率曲线在550 nm处均有一个反射峰, 为绿色植物特有的, 此处不同树种的光谱反射率呈现较为明显的差异, 可以作为区分5种槭属植物的依据. 叶绿素归一化指数 (ChINDI) 能很好地反映叶绿素的含量^[26], 图

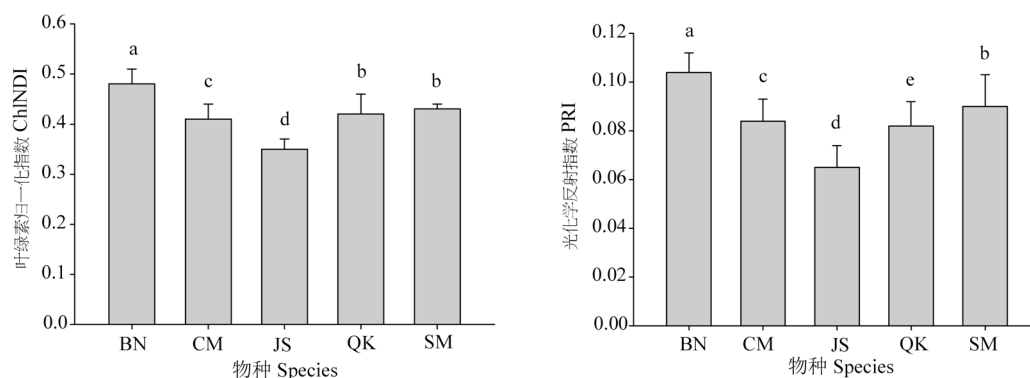


图3 5种槭属植物光谱反射指数

Fig. 3 Spectral reflectance indices of the five *Acer* species

小写字母表示不同槭属植物差异显著 ($P < 0.05$) The lower-case letters mean significant difference among different *Acer* species at 0.05 level

4中的相关分析也证实这个结论适用于槭属植物。白牛槭的叶绿素归一化指数(ChINDI)显著高于其他4种槭属植物($P < 0.05$),说明其基于质量的叶绿素含量最高,对林下光环境有较强的适应性。

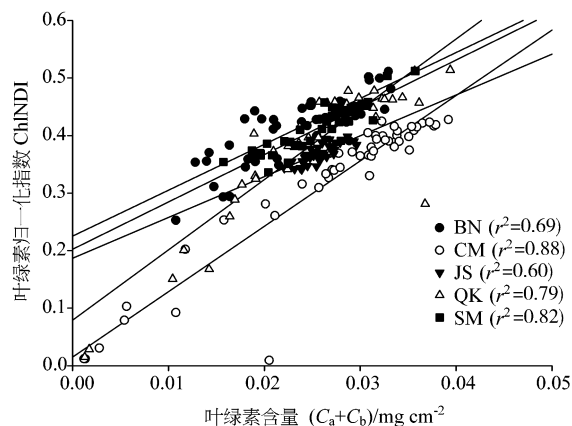


图4 光谱反射指数与叶绿素含量的相关性

Fig. 4 Correlations between spectral reflectance indices and chlorophyll content

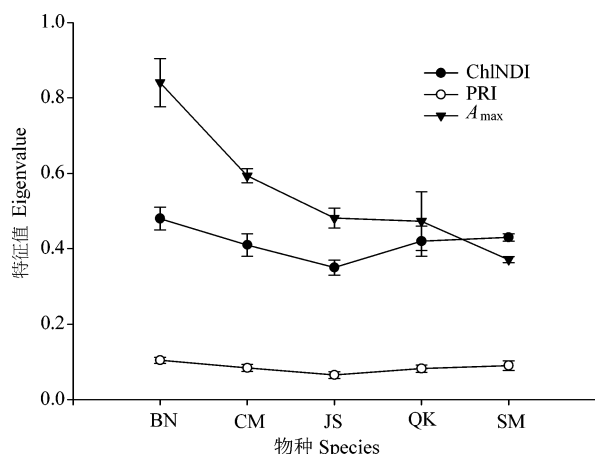


图5 光合与光谱特性综合比较

Fig. 5 Comprehensive comparison of photosynthetic and spectral characteristics

白牛槭的 A_{max} 和ChINDI显著高于其他4种槭属植物,说明其耐阴性最强,对林下光环境的适应性最好。群落树种的更替变化与其耐阴性密切相关,植物耐阴性由遗传特性和对外部光环境变化的适应性所决定^[27]。群落演替后期处于林冠下层的植物对光环境的适应性决定了该群落的林下物种构成。5种槭属植物对不同光强的敏感性可解释其分布特点。色木槭耐阴性最差,森林动态过程中色木槭的天然更新倾向于林隙并逐步占据林冠层,其余4种槭属植物对林隙无明显反应^[28]。

作为叶片光和能力的标志,叶绿素含量与 A_{max} 呈正相关关系,但仅限于种内^[29]。ChINDI也与叶绿素含量相关,且能用来估测叶绿素的含量。因此,推测 A_{max} 与ChINDI应具有相关性,目前此类研究较少。由于叶绿素含量与 A_{max} 的相关关系仅限于种内,且 A_{max} 与ChINDI均为不可控量,从实际数据出发分析相关性较为困难。除了叶绿素含量以外,植物叶片结

构及生理机制上的差异也会影响植物的光合能力,研究结果中QK和SM的3项参数出现了差异性。本研究选取同属的5种植物对光合及反射光谱特性进行了初步探索,还需结合叶片解剖等相关实验进行深入研究。已有研究表明, PRI与叶片实际光化学效率呈显著正相关^[30],也符合5种槭属植物的ChINDI和PRI呈现的一致性。因此,ChINDI和PRI可作为槭属植物光合能力的评价标准。

本研究选取的5种槭属植物是长白山红松针阔混交林的重要组成部分,其光合特性、叶绿素含量以及光谱特性的差异显示白牛槭对林下光环境适应性最好。未来还需结合林冠层树种的光合生理生态特性,进一步探索不同演替阶段的红松针阔混交林群落结构及森林动态过程。用ChINDI和PRI评价植物光合能力还需结合叶片结构进行研究以及在其他树种中进行验证。

参考文献 [References]

- Wang K, Zhu JJ, Yan QL, Yu LZ, Sun YR. Growth and photosynthetic responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to various light environments [J]. *J For Res*, 2011, **22** (3): 341-346
- 郎瑶莹, 张光灿, 张征坤, 刘顺生, 刘德虎, 胡小兰. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟[J]. 生态学报, 2011, **31** (16): 4499-4508 [Lang YY, Zhang GC, Zhang ZK, Liu SS, Liu DH, Hu XL. Light response of photosynthesis and its simulation in leaves of *Prunus sibirica* L. under different soil water conditions [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31** (16): 4499-4508]
- Gamon JA, Serrano L, Surfus JS. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels [J]. *Oecologia*, 1997, **112**: 492-501
- Poulson ME, Boeger MRT, Donahue RA. Response of photosynthesis to high light and drought for *Arabidopsis thaliana* grown under a UV-B enhanced light regime [J]. *Photosynth Res*, 2006, **90**: 79-90
- Tanaka K, Tomoaki I, Yoko W, Reiji Y, Ikuinomiya, Takayoshi K. Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest [J]. *Tree Physiol*, 2006, **26**: 865-873
- He CX, Li JY, Guo M, Wang YT, Chen C. Changes in leaf photosynthetic characteristics and water use efficiency along with tree height of 4 tree species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28** (7): 3008-3016
- Gratani L, Covone F, Larcher W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis [J]. *Trees*, 2006, **20**: 549-558
- Stylinski CD, Gamon JA, Oechel WC. Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species [J]. *Oecologia*, 2002, **131**: 366-374
- Liu CF, Guo JL, Cui YL, Lü TF, Zhang XH, Shi GG. Effects of cadmium and salicylic acid on growth, spectral reflectance and photosynthesis of castor bean seedlings [J]. *Plant Soil*, 2011, **344**: 131-141
- 彭涛, 李鹏民, 贾裕娇, 高辉远. 介绍两种无损测定植物活体叶片色素含量的方法[J]. 植物生理学通讯, 2006, **42** (1): 83-86 [Peng T, Li PM, Jia YJ, Gao HY. Two noninvasive methods for determining pigment

- content in plant leaves [J]. *Plant Physiol Commun*, 2006, **42** (1): 83-86]
- 11 Gamon JA, Surfus JS. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer [J]. *New Phytol*, 1999, **143**: 105-117
 - 12 赵杰文, 王开亮, 欧阳琴, 陈全胜. 高光谱技术分析茶树叶片中叶绿素含量及分布[J]. *光谱学与光谱分析*, 2011, **31** (2): 512-515 [Zhao JW, Wang KL, Ou YQ, Chen QS. Measurement of chlorophyll content and distribution in tea plant's leaf using hyperspectral imaging technique [J]. *Spectrosc Spectral Anal*, 2011, **31** (2): 512-515]
 - 13 Richardson AD, Berlyn GP. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA [J]. *Am J Bot*, 2002, **89** (1): 88-94
 - 14 田欣, 李德铎. 槭树科植物广义形态学性状分支分析[J]. *云南植物研究*, 2004, **26** (4): 387-397 [Tian X, Li DZ. A cladistic analysis of the Aceraceae based on morphological data set [J]. *Acta Bot Yunnanica*, 2004, **26** (4): 387-397]
 - 15 王慧娟, 孟月娥, 赵秀山. 槭属六种植物过氧化物酶同工酶分析[J]. *中国农学通报*, 2007, **23** (6): 137-140 [Wang HJ, Meng YE, Zhao XS. Analysis on peroxidase isoenzyme of six species of *Acer* [J]. *Chin Agri Sci Bull*, 2007, **23** (6): 137-140]
 - 16 钱永生, 王慧中, 黎念林. 十一种槭属植物遗传多样性AFLP分析[J]. *浙江林业科技*, 2007, **27** (1): 1-5 [Qian YS, Wang HZ, Li NL. Study on genetic diversity of 11 *Acer* species by AFLPs [J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 2007, **27** (1): 1-5]
 - 17 赵秀海, 张春雨, 郑景明. 阔叶红松林林隙结构与树种多样性关系研究[J]. *应用生态学报*, 2005, **16** (12): 2236-2240 [Zhao XH, Zhang CY, Zheng JM. Correlation between gap structure and tree diversity of mixed-broad-leaved Korean pine forests in northeast China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2005, **16** (12): 2236-2240]
 - 18 张春雨, 赵秀海, 王新怡, 侯继华. 长白山自然保护区红松阔叶林空间格局研究[J]. *北京林业大学学报*, 2006, **28** (2): 45-51 [Zhang CY, Zhao XH, Wang XY, Hou J H. Spatial pattern and canopy structure of Korean pine broadleaved forests in Changbaishan Mountain [J]. *J Beijing For Univ*, 2006, **28** (2): 45-51]
 - 19 钱莲文, 张新时, 杨智杰, 韩志刚. 几种光合作用光响应典型模型比较研究[J]. *武汉植物学研究*, 2009, **27** (2): 197-203 [Qian LW, Zhang XS, Yang ZJ, Han ZG. Comparison of different light response models for photosynthesis[J]. *J Wuhan Bot Res*, 2009, **27** (2): 197-203]
 - 20 Xu YF, Xiao LT, Tong JH, Li XB. Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2005, **21** (8): 76-79
 - 21 Liu CF, Guo JL, Cui YL, Lü TF, Zhang XH, Shi GR. Effects of cadmium and salicylic acid on growth, spectral reflectance and photosynthesis of castor bean seedlings [J]. *Plant Soil*, 2011, **344**: 131-141
 - 22 Gamon JA, Serrano L, Surfus JS. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels [J]. *Oecologia*, 1997, **112**: 492-501
 - 23 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000. 134-136 [Li HS. *Plant Physiology and Biochemistry Experimental Principles and Techniques* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. 134-136]
 - 24 Rijkers T, Pons TL, Bongers F. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance [J]. *Funct Ecol*, 2000, **14**: 77-86
 - 25 张弥, 吴家兵, 关德新. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线[J]. *应用生态学报*, 2006, **17** (9): 1575-1578 [Zhang M, Wu JB, Guan DX. Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, **17** (9): 1575-1578]
 - 26 Gitelson A, Merzlyak MN. Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation [J]. *Plant Physiol*, 1994, **143**: 286-292
 - 27 郭利平, 姬兰柱, 王珍, 王智轩. 长白山红松阔叶林不同演替阶段优势种的变化[J]. *应用生态学报*, 2011, **22** (4): 866-872 [Guo LP, Ji LZ, Wang Z, Wang ZX. Dynamic changes of dominant tree species in broad-leaved Korean pine forest at different succession stages in Changbai Mountains [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, **22** (4): 866-872]
 - 28 于振良, 于贵瑞, 王秋风, 赵士洞, 延晓冬. 长白山阔叶红松林林隙特征及对树种更新的影响[J]. *资源科学*, 2001, **23** (6): 64-68 [Yu ZL, Yu GR, Wang QF, Zhao SD, Yan XD. Canopy gap characteristics and their influences on the regeneration of broad-leaved pinus koriensis forests in Changbai Mountain [J]. *Resour Sci*, 2001, **23** (6): 64-68]
 - 29 Takayoshi K, Mitsutoshi K, Yutaka M, Shigeta M, Thomas T. Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile [J]. *Tree Physiol*, 2001, **21**: 951-958
 - 30 彭涛, 姚广, 高辉远, 李鹏民, 王未未, 孙山, 赵世杰. 植物叶片和冠层光化学反射指数与叶黄素循环的关系[J]. *生态学报*, 2009, **29** (4): 1987-1993 [Peng T, Yao G, Gao HY, Li PM, Wang WW, Sun S, Zhao SJ. Relationship between xanthophyll cycle and photochemical reflectance index measured at leaf or canopy level in two field-grown plant species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29** (4): 1987-1993]